УДК 597/599

ИЗМЕНЧИВОСТЬ РИСУНКА НИЖНЕЙ СТОРОНЫ ТЕЛА У ДВУХ КРИПТИЧЕСКИХ ВИДОВ ТРИТОНОВ, *LISSOTRITON VULGARIS* И *L. LANTZI* (AMPHIBIA: SALAMANDRIDAE)

Д.В. Скоринов и С.Н. Литвинчук*

Институт цитологии Российской академии наук, Тихорецкий пр. 4, 194064 Санкт-Петербург, Россия; e-mail: dskorinov@rambler.ru

РЕЗЮМЕ

Изучены особенности изменчивости рисунка на вентральной поверхности у двух криптических видов тритонов рода *Lissotriton* (*L. vulgaris* и *L. lantzi*). У этих видов брюхо и горло имеют тёмные пятна на светло-сером, жёлтом или оранжевом фоне. В исследовании были использованы 626 особей, из которых 279 — самцы и 244 — самки *L. vulgaris* (11 выборок из России, Украины, Румынии и Турции) и 52 самца и 51 самка *L. lantzi* (7 выборок из России и Абхазии). Было показано, что, как правило, рисунок на вентральной поверхности у этих двух видов различается.

Ключевые слова: окраска, криптические виды, Lissotriton lantzi, L. vulgaris

VARIATION OF VENTRAL COLOR PATTERN IN TWO CRYPTIC NEWT SPECIES, LISSOTRITON VULGARIS AND L. LANTZI (AMPHIBIA: SALAMANDRIDAE)

D.V. Skorinov and S.N. Litvinchuk*

Institute of Cytology of the Russian Academy of Sciences, Tikhoretsky Pr. 4, 194064 Saint Petersburg, Russia; e-mail: dskorinov@rambler.ru

ABSTRACT

Peculiarities of the ventral color pattern variation in two cryptic species of newts of the genus *Lissotriton (L. vulgaris* and *L. lantzi)* have been examined. The belly and throat of these species have black spots on the pale-grey, yellow or orange background. 626 specimens, including 279 males and 244 females of *L. vulgaris* (11 samples from Russia, Ukraine, Romania, and Turkey), and 52 males and 51 females of *L. lantzi* (7 samples from Russia and Abkhazia) were used in this study. It was shown that, as a rule, the pattern of ventral coloration in these two species is different.

Key words: color pattern, cryptic species, *Lissotriton vulgaris*, *Lissotriton lantzi*

ВВЕДЕНИЕ

Обыкновенный тритон, Lissotriton vulgaris (Linnaeus, 1758) — это политипический вид, включающий несколько подвидов. Номинативный подвид населяет основную часть ареала,

L. v. ampelensis (Fuhn, 1951) — трансильванскую часть Румынии, а L. v. schmidtlerorum (Raxworthy, 1988) — юго-западную часть анатолийской Турции. Еще три подвида, обитающие на южной периферии ареала, иногда рассматриваются в качестве самостоятельных видов (Dubois and Raffaëlli 2009). Кроме того, в ходе биохимических и цитологических исследований было показано,

^{*} Автор-корреспондент / Corresponding author

что тритон Ланца, *L. v. lantzi* (Wolterstorff, 1914), аллопатрическая форма, населяющая Кавказ, сильно отличается от других подвидов (Боркин и др. 2004; Litvinchuk et al. 2005; Скоринов и др. 2008, 2011). Это послужило основанием для поднятия таксономического статуса этой формы до видового уровня (Боркин и др. 2004; Скоринов 2009; Скоринов и Литвинчук, 2012). В то же время подробное исследование морфометрических признаков не выявило диагностических различий между *L. lantzi* и *L. vulgaris*, что дало основание считать эти два вида криптическими (Боркин и др. 2004; Скоринов и др. 2008, 2011).

Как правило, при рассмотрении различий между формами в группе *L. vulgaris* речь идет о морфометрических или остеологических признаках (Raxworthy 1990; Скоринов и Литвинчук

2012; Ivanović et al. 2012). Информации о деталях рисунка и окраски вентральной поверхности у этих тритонов немного (Воронов и др. 2006). Обычно и у обыкновенного тритона, и у тритона Ланца тёмные пятна располагаются на светло-сером, жёлтом или оранжевом фоне брюха. Иногда в окраске брюха отмечается преобладание черного цвета. Тогда светлый узор располагается на общем темном фоне брюха и состоит из просветов между сросшимися чёрными пятнами. Горло имеет разную степень пятнистости: от высокой плотности со срастанием до полного отсутствия пятен. Однако количество и размер пятен на горле часто отличается от рисунка на брюхе. В большинстве случаев на горле они мельче, чем на брюхе. Известно, что характерный для обыкновенного тритона рисунок из пятен на брюхе формируется в течение

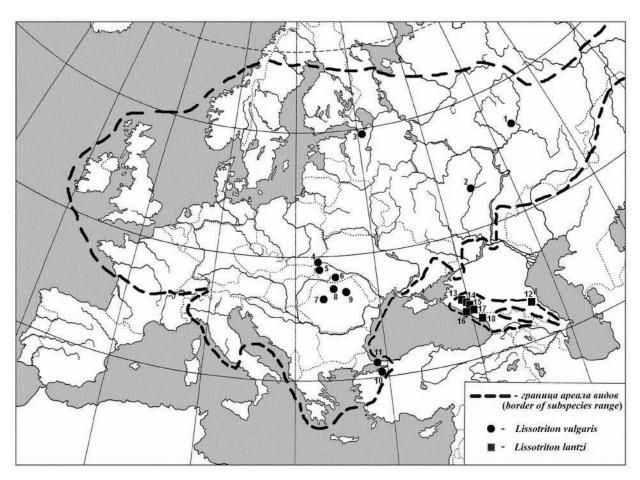


Рис. 1. Места сбора материала и границы ареалов Lissotriton vulgaris и L. lantzi.
Fig. 1. Localities and range borders of Lissotriton vulgaris and L. lantzi.

первых трех лет жизни (примерное время достижение половозрелости). После этого периода он уже практически не меняется (Hangström 1973). Такая стабильность позволяет проводить индивидуальную идентификацию особей, например по фотографиям, поэтому рисунок на вентральной поверхности чаще рассматривается как маркер, необходимый для идентификации конкретных особей в экологических исследованиях, а не в качестве таксономического признака (Hangström 1973; Ravela and Gamble 2004).

Целью нашего исследования было описать внутривидовую изменчивость у L. vulgaris и L. lantzi, а также выявить различия по структуре рисунка нижней стороны тела между этими видами.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В ходе исследования были изучены 626 особей из 18 выборок (Табл. 1; Рис. 1). Из них 279 самцов и 244 самки были L. vulgaris (11 выборок), 3 подвида), а 52 самца и 51 самка – *L. lantzi* (7 выборок). Выборка из Кимпени (Румыния) была собрана в зоне контакта ареалов L. v. vulgaris и L. v. ampelensis, и поэтому не может быть отнесена ни к одному из этих подвидов. В данной работе она условно обозначена как L. v. ampelensis?. Выборка из района Халкали (Стамбул, Турция) по морфологическим признакам не может быть отнесена ни к одному из подвидов обыкновенного тритона. По форме спинного гребня у самцов она наиболее близка к L. v. schmidtlerorum. Поэтому в данной работе она vсловно обозначена как L. v. schmidtlerorum?. Все изученные экземпляры хранятся в коллекциях Зоологического института РАН.

Фотоснимки рисунка живота и горла производили цифровой фотокамерой Canon IXUS 130. Их делали со штатива (крепеж фотокамеры на высоте 12.5 см) в разрешении 14.1 мегапикселей с размерностью 2592×3456 пикселей (АЗ формат). Полученные файлы формата JPEG обрабатывали при помощи программы ImageJ 1.45s (http://imagej.nih.gov/ij/). Определение нижнего порогового значения оттенения пятен было взято «по умолчанию» (default) и производилось программой автоматически, а сами пятна для удобства выделяли красным цветом. В случаях, когда программа не могла сама четко выделить границу пятен, настройку порога производили вручную. Все измерения производили в пикселях. Пятна,

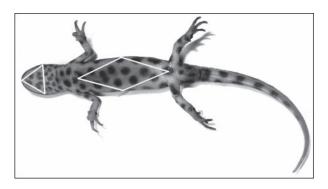


Рис. 2. Расположение секторов, использованных при изучении рисунка брюшной и горловой поверхностей у *Lissotriton vulgaris* и *L. lantzi*.

Fig. 2. Two polygons on ventral side of the newt which were used for study of belly and throat color pattern in *Lissotriton vulgaris* and *L. lantzi*.

имеющие диаметр менее 20 пикселей, из анализа были исключены.

Для анализа рисунка были выбраны два участка нижней поверхности тела – брюхо и горло (Рис. 2). Измеряли следующие признаки: S средняя площадь пятна (в пикселях квадратной формы); N – количество пятен; AS – доля тёмных пятен по отношению ко всей изучаемой площади измеряемого участка (в процентах); ØC – средняя кругообразность (Circularity) пятен, рассчитанная для каждого пятна по формуле 4π × площадь/ периметр 2 (в долях); ØR – средняя округлённость (Roundness) пятен, рассчитанная для каждого пятна по формуле $4 \times$ площадь/($\pi \times$ длина наибольшего диаметра²) и выраженная в долях. Кроме того, рассчитывали индекс относительной площади пятен (S/L²; для удобства умножали на 10^4), где L – длина туловища (в пикселях): от переднего кончика нижней челюсти до переднего края клоакальной шели.

Ромбовидная форма изучаемого сектора на брюхе (Рис. 2) обусловлена наличием у тритонов боковых полос или рядов из пятен (Рис. 3). Если для анализа брать полный вырез по всему боку, то для ряда особей есть риск захватить пятна, относящиеся к окраске нижней части боковой поверхности. При ромбовидном выделении захват боковых пятен минимален, а большая часть рисунка на брюхе при этом будет проанализированной. Кроме того, этот метод выделения позволил изучить искривленные при фиксации коллекционные экземпляры (при условии, что искривление произошло в латеральной плоскости).

Таблица 1. Места сбора и количество изученных особей $Lissotriton\ vulgaris\$ и $L.\ lantzi.$ **Table 1.** Localities and number of specimens of $Lissotriton\ vulgaris\$ и $L.\ lantzi.$

			10	Самць	ı (Males)	Самки (Females)		
№	Таксон (Тахоп)	Локалитет (Locality)	Координаты (Coordinates)	Брюхо (Belly)	Горло (Throat)	Брюхо (Belly)	Горло (Throat)	
1	L. v. vulgaris	Чур, Россия (Chur, Russia)	57°07′N 52°59′E	22	22	27	27	
2	-//-	Саранск, Россия (Saransk, Russia)	54°12′N 45°12′E	31	31	15	15	
3	-//-	Гатчина, Россия (Gatchina, Russia)	59°33′N 30°07′E	60	60	39	39	
4	-//-	Минай, Украина (Minai, Ukraine)	48°35′N 22°17′E	26	26	35	35	
5	-//-	Батево, Украина (Batevo, Ukraine)	48°22′N 22°24′E	41	41	26	26	
6	-//-	Солотвина, Украина (Solotvina, Ukraine)	47°57′N 23°54′E	14	14	13	13	
	-//-	Общее для подвида (Total for the subspecies)		194	194	155	155	
7	L. v. ampelensis?	Кимпени, Румыния (Cimpeni, Romania)	46°38′N 23°03′E	20	20	15	15	
8	L. v. ampelensis	Дэж, Румыния (Dej, Romania)	47°10′N 23°50′E	26	36	9	12	
9	-//-	Регин, Румыния (Reghin, Romania)	46°46′N 24°42′E	4	4	4	4	
	-//-	Общее для подвида (Total for the subspecies)		30	40	13	16	
10	L. v. schmidtlerorum	Караджабей, Турция (Karacabey, Turkey)	40°13′N 28°25′E	2	3	15	17	
11	L. v. schmidtlerorum?	Халкали, Турция (Halkali, Turkey)	41°03′N 28°46′E	22	22	41	41	
		Общее для вида (Total for the species)		268	279	239	244	
12	L. lantzi	Дылым, Россия (Dylym, Russia)	43°04′N 46°37′E	2	4	1	5	
13	-//-	Краснодар, Россия (Krasnodar, Russia)	45°02′N 39°00′E	11	17	0	0	
14	-//-	Горячий Ключ, Россия (Goryachiy Klyuch, Russia) Камышанова Поляна,	44°39′N 39°08′E	4	6	3	7	
15	-//-	Россия (Kamyshanova Polyana, Russia)	44°10′N 40°02′E	4	4	5	6	
16	-//-	Сочи, Россия (Sochi, Russia)	43°37′N 39°44′E	3	3	6	7	
17	-//-	Ачишхо, Россия (Achishkho, Russia)	43°44′N 40°10′E	9	10	11	19	
18	-//-	Сухум, Абхазия (Sukhum, Abkhazia)	42°56′N 41°05′E	5	8	4	7	
	-//-	Общее для вида (Total for the species)		38	52	30	51	

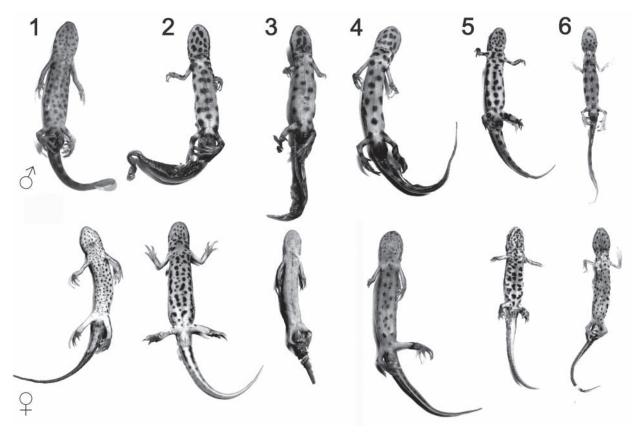


Рис. 3. Рисунок на вентральной стороне тела у Lissotriton lantzi и разных подвидов L. vulgaris: 1-L. lantzi; 2-L. v. vulgaris; 3-L. v. ampelensis; 4-L. v. ampelensis? из Кимпени (Румыния); 5-L. v. schmidtlerorum; 6-L. v. schmidtlerorum? из Халкали (Турция).

Fig. 3. Pattern on ventral side of Lissotriton lantzi and various subspecies of L. vulgaris: 1 - L. lantzi; 2 - L. v. vulgaris; 3 - L. v. ampelensis; 4 - L. v. ampelensis? from Cimpeni (Romania); 5 - L. v. schmidtlerorum; 6 - L. v. schmidtlerorum? from Halkali (Turkey).

Помимо рисунка нижней поверхности тела были рассмотрены особенности расположения пятен на границе вентральной и латеральной поверхностей (Ar — Arrangement). Состояния данного признака определяли отдельно для правого и левого бока, а затем частоты встречаемости суммировали. В зависимости от расположения пятен выделяли следующие типы: r (random) — пятна расположены беспорядочно; l (line) — пятна расположены в ряд; d (discrete) — пятна расположены в ряд и частично сливаются; s (stripe) — ряд из пятен сливается в четкую линию без разрывов; 0 — полное отсутствие пятен (Рис. 4).

Достоверность средних различий между популяциями, таксонами и особями разного пола оценивали при помощи непараметрического критерия Колмогорова-Смирнова. Для определения вклада каждого из признаков в половую, межпопуляционную и таксономическую измен-

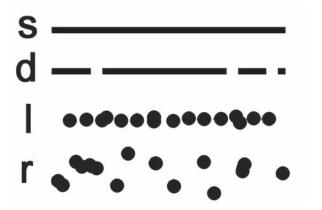


Рис. 4. Типы расположения пятен на границе вентральной и латеральной поверхностей у Lissotriton vulgaris и L. lantzi.

Fig. 4. Types of spots arrangement on the border of ventral and lateral surfaces in *Lissotriton vulgaris* and *L. lantzi*.

чивость был использован компонентный анализ. Успешность классификации и визуализация различий между выборками осуществляли с помощью дискриминантного анализа. Так как используемые признаки были разнокачественными, то часть из них (AS, ØC, ØR и Ar), выраженная в долях и процентах, предварительно была обработана с помощью корреспондентского анализа, в ходе которого для каждой особи были получены метрические значения, отражённые на 2-4-х достоверных осях (каноническая стандартизация). Все они, совместно со значениями количественных и метрических признаков (N и S/L²), были использованы для проведения дискриминантного анализа. Всю статистическую обработку проводили с использованием пакета программ Statistica 7 (http://www.statsoft.ru/).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Достоверные половые различия были выявлены для всех популяций *L. v. vulgaris* (включая *L. v. ampelensis*? и *L. v. schmidtlerorum*?) по признакам, связанным с площадью пятен (AS и S/L²) на брюшной и горловой поверхностях (Табл. 2). Самцы этого подвида, как правило, имели более крупные пятна по сравнению с самками (Табл. 3 и 4). Кроме того, достоверные различия по количеству пятен были отмечены во всех популяциях этого подвида, за исключением выборки из Солотвина, где количество пятен на брюхе у обоих полов оказалось схожим. Отсутствие половых различий по AS и S/L² в популяциях остальных подвидов *L. vulgaris* и у *L. lantzi*, по-видимому, связано с небольшими объёмами изученных вы-

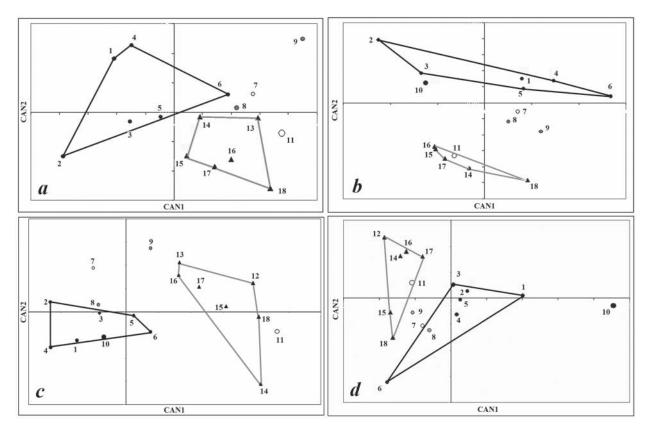


Рис. 5. Распределение центроидов выборок *Lissotriton vulgaris* (круги) и *L. lantzi* (треугольники) на двух первых канонических осях. Чёрной линией соединены крайние центроиды *L. v. vulgaris*, а серой – *L. lantzi*. Анализ выполнен по признакам рисунка на брюхе у самцов (*a*), горле у самцов (*b*), брюхе у самок (*c*) и горле у самок (*d*). Номера локалитетов как в Табл. 1.

Fig. 5. Plot for samples of *Lissotriton vulgaris* (circles) and *L. lantzi* (triangles) in the space of the first two canonical axes. The black line is connected the extreme centroids of *L. v. vulgaris* populations, and the grey one -L *lantzi*. The analysis was performed with use of characters of the belly of males (a), throat of males (b), belly of females (c), and throat of females (d). The numbers of localities are given as in the Table 1.

Таблица 2. Достоверность* половых различий (критерий Колмогорова-Смирнова) по параметрам рисунка брюшной и горловой поверхности у *Lissotriton vulgaris* и *L. lantzi.* *Различия достоверны при p < 0.001 (+++), p < 0.01 (++), p < 0.05 (+); не достоверны (-). **Table 2.** Significance* of sex differences (Kolmogorov-Smirnov test) in pattern parameters of belly's and throat surfaces. *Difference are significant if: p < 0.001 (+++), p < 0.01 (++), p < 0.05 (+); are not significant (-).

20	T (T)	т (т 1:,)		Бр	юхо (Ве	lly)			Гор	ло (Thr	oat)	
№	Таксон (Taxon)	Локалитет (Locality)	N	AS	S/L ²	ØC	ØR	N	AS	S/L ²	ØC	ØR
1	L. v. vulgaris	Чур (Chur)	+++	+++	+++	-	-	+	+++	+++	-	++
2	-//-	Саранск (Saransk)	++	+++	++	+	_	_	+++	+++	+++	_
3	-//-	Гатчина (Gatchina)	+++	+++	+++	+++	_	+++	+++	+++	++	_
4	-//-	Минай (Minai)	+++	+++	+++	_	+	+	+++	+++	++	-
5	-//-	Батево (Batevo)	++	+++	+++	_	-	-	+++	+++	-	-
6	-//-	Солотвина (Solotvina)	-	+++	+++	_	_	++	+++	+++	++	+++
	-//-	Общее для подвида (Total for the subspecies)	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	-	_
7	L. v. ampelensis?	Кимпени (Cimpeni)	+++	+++	+++	_	+	_	+++	+++	-	_
8	L. v. ampelensis	Дэж (Dej)	-	+++	+++	-	-	+	+++	+++	-	-
9	-//-	Регин (Reghin)	-	-	_	_	_	_	_	+	_	_
	-//-	Общее для подвида (Total for the subspecies)	-	+++	+++	+	-	++	+++	+++	_	_
10	$L.\ v.\ schmidtlerorum$	Караджабей (Karacabey)	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_
11	$L.\ v.\ schmidtler or um?$	Халкали (Halkali)	+++	+++	+++	+++	+++	++	+++	+++	++	_
		Общее для вида (Total for the species)	_	+++	+++	_	_	_	+++	+++	_	+
12	L. lantzi	Дылым (Dylym)						-	-	+	-	_
14	-//-	Горячий Ключ (Goryachiy Klyuch)	_	_	_	_	_	_	+	++	-	_
15	-//-	Камышанова поляна (Kamyshanova Polyana)	+	+	+	-	-	-	+	+	-	-
16	-//-	Сочи (Sochi)	+	_	+	+	+	_	+	+	_	_
17	-//-	Ачишхо (Achishkho)		++	+++	++	+	_	+++	+++	++	
18	-//-	Cyxyм (Sukhum)	_	+	+	_	_	++	++	++	_	_
	-//-	Общее для вида (Total for the species)	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	_

борок. При анализе подвидов L. v. ampelensis и L. lantzi половые различия по этим двум признакам также были выявлены (Табл. 2).

Особи разного пола у *L. vulgaris* сильно отличались друг от друга по встречаемости различных типов расположения пятен на границе вентраль-

ной и латеральной поверхностей. У них были выявлены достоверные различия по четырём состояниям данного признака («l», «г», «d» и «s»). У самцов чаще встречались пятна, расположенные в ряд или беспорядочно, а у самок, как правило, эти пятна были полностью или частично слившимися

 Таблица 3. Изменчивость рисунка (среднее \pm стандартное отклонение) брюшной поверхности у Lissotriton vulgaris и L. lantzi.

 Table 3. Variability of belly's patterns (mean \pm standard deviation) in Lissotriton vulgaris and L. lantzi.

№	Таксон (Taxon)	Локалитет (Locality)	N	AS	S/L ²	ØC	ØR
			Самцы (Males)				
1	L. v. vulgaris	Чур (Chur)	8.8±2.2	34.3±10.8	22.0 ± 7.7	0.39 ± 0.08	0.50±0.10
2	-//-	Саранск (Saransk)	10.9±3.3	40.3±7.1	24.5±10.0	0.37 ± 0.09	0.52 ± 0.08
3	-//-	Гатчина (Gatchina)	11.4±2.9	32.5 ± 7.2	16.4 ± 8.4	0.39 ± 0.08	0.57 ± 0.07
4	-//-	Минай (Minai)	9.6±2.3	35.0 ± 8.3	18.2±7.4	0.39 ± 0.07	0.54±0.07
5	-//-	Батево (Batevo)	12.4±2.8	30.1±7.4	11.7±5.3	$0.38 {\pm} 0.07$	0.56±0.08
6	-//-	Солотвина (Solotvina)	8.7 ± 2.8	19.5±8.9	11.7±5.4	0.42 ± 0.11	0.52±0.11
	-//-	Общее для подвида (Total for the subspecies)	10.8±3.1	32.8±9.3	17.3±8.9	0.39±0.08	0.55±0.08
7	L. v. ampelensis?	Кимпени (Cimpeni)	8.3±2.1	20.0±7.0	9.4±3.6	0.37±0.08	0.58±0.06
8	L. v. ampelensis	Дэж (Dej)	10.4±2.8	18.6±6.5	7.9±3.6	0.39±0.08	0.60±0.07
9	-//-	Регин (Reghin)	8.0±2.0	11.4±5.2	4.8±2.5	0.48 ± 0.09	0.56±0.08
	-//-	Общее для подвида (Total for the subspecies)	10.1±2.8	17.6±6.7	7.5±3.6	0.40±0.08	0.59±0.07
10	$L.\ v.\ schmidtlerorum$	Караджабей (Karacabey)	10.5±2.1	26.5±11.5	12.6±9.3	0.43 ± 0.07	0.53±0.02
11	$L.\ v.\ schmidtlerorum?$	Халкали (Halkali)	9.9 ± 2.2	16.2±5.0	5.1±1.6	0.41±0.10	0.50±0.09
		Общее для вида (Total for the species)	10.5±3.0	28.8±10.9	14.5±9.0	0.39±0.08	0.55±0.08
12	L. lantzi	Дылым (Dylym)	15.0 ± 2.8	17.2±7.8	3.7±1.0	0.32 ± 0.01	0.51±0.05
13	-//-	Краснодар (Krasnodar)	9.9 ± 2.5	17.6 ± 4.3	7.0 ± 2.1	0.35 ± 0.06	0.59±0.08
14	-//-	Горячий Ключ (Goryachiy Klyuch)	11.5±3.3	23.5±6.5	9.0±5.7	0.45±0.06	0.65±0.08
15	-//-	Камышанова поляна (Kamyshanova Polyana)	13.5±1.3	23.3±2.9	8.2±1.7	0.35±0.11	0.65±0.08
16	-//-	Сочи (Sochi)	11.3±1.5	23.3±13.2	7.8 ± 3.9	0.33 ± 0.04	0.52±0.04
17	-//-	Ачишхо (Achishkho)	11.9±2.1	24.3±8.6	8.2 ± 2.7	0.36 ± 0.08	0.56±0.05
18	-//-	Cyxyм (Sukhum)	11.4±6.8	8.2±6.8	5.3±4.0	0.36±0.15	0.60±0.15
	-//-	Общее для вида (Total for the species)	11.5±3.3	19.6±8.4	7.3±3.2	0.36 ± 0.09	0.59±0.09
			Самки (Females)				
1	L. v. vulgaris	Чур (Chur)	15.4±5.0	13.4±5.9	5.3±3.5	0.41±0.08	0.54±0.07
2	-//-	Саранск (Saransk)	22.1±11.3	27.2±7.3	12.2±9.0	0.49±0.11	0.57±0.06
3	-//-	Гатчина (Gatchina)	25.4 ± 6.0	24.4±7.6	6.5±3.2	0.50±0.11	0.60±0.07
4	-//-	Минай (Minai)	14.8±5.9	10.5±6.3	3.8±2.5	0.39±0.08	0.60±0.06
5	-//-	Батево (Batevo)	17.5±9.8	11.9±7.3	3.1±1.6	0.43±0.13	0.57±0.06
6	-//-	Солотвина (Solotvina)	10.0±5.7	5.3±4.8	2.2±1.3	0.49±0.10	0.52±0.18
	-//-	Общее для подвида (Total for the subspecies)	18.3±8.7	15.9±9.7	5.3±4.6	0.45±0.11	0.57±0.08

Таблица 3. (Продолжение) **Table 3.** (Continued)

№	Таксон (Taxon)	Локалитет (Locality)	N	AS	S/L ²	ØC	ØR
7	L. v. ampelensis?	Кимпени (Cimpeni)	15.7±5.0	9.1±3.9	2.1 ± 0.8	0.43 ± 0.11	0.66 ± 0.07
8	L. v. ampelensis	Дэж (Dej)	16.1±7.5	4.8±1.8	1.3±0.4	0.49±0.12	0.61±0.08
9	-//-	Регин (Reghin)	$9.0{\pm}4.3$	5.8±7.3	1.5±1.1	0.50 ± 0.15	0.62 ± 0.06
	-//-	Общее для подвида (Total for the subspecies)	13.9±7.3	5.1±4.0	1.4±0.7	0.49±0.12	0.62±0.07
10	$L.\ v.\ schmidtlerorum$	Караджабей (Karacabey)	19.9 ± 4.5	27.5±9.3	7.1 ± 2.7	$0.47 {\pm} 0.09$	0.57 ± 0.05
11	L. v. schmidtlerorum?	orum? Халкали (Halkali)		8.9±4.6	1.8±0.9	0.66±0.10	0.61 ± 0.07
		Общее для вида (Total for the species)	18.3±8.2	14.4±9.8	4.4±4.2	0.49±0.13	0.59±0.08
12	L. lantzi	Дылым (Dylym)	35	12.1	1.6	0.70	0.66
14	-//-	Горячий Ключ (Goryachiy Klyuch)	14.0±5.3	4.4±1.2	1.8±0.4	0.50±0.04	0.66±0.04
15	-//-	Камышанова поляна (Kamyshanova Polyana)	25.2±10.3	7.1±3.5	1.6±0.8	0.52±0.09	0.69±0.03
16	-//-	Сочи (Sochi)	26.8 ± 8.8	7.4 ± 4.7	1.0±0.4	0.61±0.12	0.66 ± 0.06
17	-//-	Ачишхо (Achishkho)	17.6±7.3	8.7 ± 6.5	2.1±1.1	0.56±0.11	0.65 ± 0.05
18	-//-	Cyxyм (Sukhum)	3.3±1.7	0.3 ± 0.3	0.7 ± 0.1	$0.47 {\pm} 0.06$	0.51±0.06
	-//-	Общее для вида (Total for the species)	19.0±10.7	6.7±5.4	1.6±0.9	0.55±0.11	0.64±0.07

(Табл. 5). У *L. lantzi* самцы и самки достоверно отличались только по встречаемости пятен, расположенных в ряд (состояние «l»).

Среди самок достоверные различия между L. lantzi и L. v. vulgaris были отмечены по всем признакам, кроме количества пятен (Табл. 6). По большинству признаков L. lantzi отличался и от L. v. schmidtlerorum, тогда как с L. v. ampelensis

Самцы *L. vulgaris* и *L. lantzi* слабо различались по встречаемости различных типов расположения пятен на границе вентральной и латеральной поверхностей туловища. Достоверные различия выявлены только по встречаемости состояния «г», которое встречается несколько реже у *L. vulgaris*, чем у *L. lantzi* (Табл. 5). У самок отличия по данному признаку были намного более ярко выражены. У них достоверные различия найдены по встречаемости сразу трёх состояний данного признака («г», «d» и «s»). Как правило, у самок *L. lantzi* беспорядочно расположенные пятна («г») встречаются значительно чаще, чем у *L. vulgaris* (67% против 14%). Кроме того, у самок *L. lantzi*

 Таблица 4. Изменчивость рисунка (среднее \pm стандартное отклонение) поверхности горла у Lissotriton vulgaris и L. lantzi.

 Table 4. Variability of throat pattern (mean \pm standard deviation) of Lissotriton vulgaris and L. lantzi.

№	Таксон (Taxon)	Локалитет (Locality)	N	AS	S/L ²	ØC	ØR
		Сам	ицы (Males)				
1	L. v. vulgaris	Чур (Chur)	6.7±1.9	42.3±7.6	9.2±3.9	0.54±0.10	0.53±0.06
2	-//-	Саранск (Saransk)	6.9 ± 2.2	44.4±7.5	10.7±7.8	0.43±0.10	0.53 ± 0.07
3	-//-	Гатчина (Gatchina)	6.0 ± 1.6	38.1±10.9	9.1 ± 4.5	0.46 ± 0.09	0.58 ± 0.08
4	-//-	Минай (Minay)	6.4±2.1	47.5±8.3	11.9±8.1	0.53±0.08	0.54±0.06
5	-//-	Батево (Batevo)	6.1±1.7	32.9±12.9	7.0±3.3	0.49 ± 0.10	0.58±0.07
6	-//-	Солотвина (Solotvina)	7.9±3.0	31.1±10.6	6.7±3.5	0.55±0.10	0.57±0.05
	-//-	Общее для подвида (Total for the subspecies)	6.4±2.0	39.2±11.4	9.1±5.6	0.49±0.10	0.56±0.08
7	L. v. ampelensis?	Кимпени (Cimpeni)	7.6±2.8	35.2±12.8	7.1±4.3	0.38±0.08	0.53±0.06
8	L. v. ampelensis	Дэж (Dej)	6.4±1.8	37.6±13.1	8.6±5.1	0.45±0.11	0.57 ± 0.09
9	-//-	Регин (Reghin)	6.8 ± 3.0	25.4±14.9	5.8 ± 5.6	0.36 ± 0.04	0.53 ± 0.09
	-//-	Общее для подвида (Total for the subspecies)	6.5±1.9	36.4±13.6	8.3±5.2	0.44±0.11	0.56±0.09
10	$L.v.\ schmidtlerorum$	Караджабей (Karacabey)	$9.0 {\pm} 5.6$	37.5±11.3	7.7±7.5	0.57±0.16	0.51±0.09
11	L.v.schmidtlerorum?	Халкали (Halkali)	7.0±2.5	12.9±4.6	2.9±1.3	0.58±0.08	0.65±0.07
		Общее для вида (Total for the species)	6.6±2.2	36.4±13.4	8.4±5.5	0.48±0.11	0.56±0.08
12	L. lantzi	Дылым (Dylym)	5.8±2.5	12.2±8.4	2.1±1.3	0.49±0.18	0.58±0.05
13	-//-	Краснодар (Krasnodar)	6.2 ± 2.5	22.3±12.4	4.2±2.9	0.39 ± 0.15	0.57±0.16
14	-//-	Горячий Ключ (Goryachiy Klyuch)	7.3±1.5	18.5±7.6	2.8±1.2	0.71±0.05	0.67±0.06
15	-//-	Камышанова поляна (Kamyshanova Polyana)	10.0±2.7	17.6±4.7	2.4±0.6	0.55±0.12	0.57±0.08
16	-//-	Сочи (Sochi)	$5.7{\pm}0.6$	23.6±7.1	4.5 ± 0.9	0.41±0.20	0.60±0.08
17	-//-	Ачишхо (Achishkho)	8.6 ± 2.2	21.1±6.8	3.7 ± 1.3	0.47 ± 0.10	0.60±0.09
18	-//-	Cyxyм (Sukhum)	7.4 ± 1.8	14.2±5.8	2.0 ± 0.6	0.56 ± 0.18	0.63±0.07
	-//-	Общее для вида (Total for the species)	7.2±2.4	19.3±9.3	3.3±2.0	0.49±0.17	0.60±0.11
		Сам	ки (Females)				
1	L. v. vulgaris	Чур (Chur)	8.5±3.3	18.3±10.7	2.5 ± 2.2	0.51±0.08	0.58±0.08
2	-//-	Саранск (Saransk)	8.0 ± 4.8	12.8±10.1	1.6±1.0	0.56±0.18	0.52±0.16
3	-//-	Гатчина (Gatchina)	8.4 ± 6.4	10.7±10.1	1.6±1.4	0.54±0.10	0.57±0.08
4	-//-	Минай (Minay)	7.7±4.8	10.6±9.5	1.8±1.2	0.41±0.17	0.49±0.19
5	-//-	Батево (Batevo)	6.8 ± 3.4	10.7±8.0	1.8±1.5	0.47±0.16	0.54±0.13
6	-//-	Солотвина (Solotvina)	2.2 ± 4.2	2.0 ± 4.0	0.3 ± 0.5	0.17 ± 0.27	0.18±0.29
	-//-	Общее для подвида (Total for the subspecies)	7.4±5.0	11.5±10.0	1.7±1.5	0.46±0.18	0.51±0.18

Таблица 4. (Продолжение) **Table 4.** (Continued)

7	L. v. ampelensis?	Кимпени (Cimpeni)	5.9±5.3	6.4±6.3	1.0±0.7	0.36±0.23	0.43±0.24
8	L. v. ampelensis	Дэж (Dej)	3.2±3.2	6.5±11.3	1.1±1.8	0.36 ± 0.29	0.40±0.30
9	-//-	Регин (Reghin)	3.5 ± 3.9	4.7 ± 6.7	$0.8 {\pm} 0.7$	0.41 ± 0.28	0.47 ± 0.32
	-//-	Общее для подвида (Total for the subspecies)	3.3±3.3	6.0±10.1	1.1±1.6	0.37±0.28	0.42±0.30
10	L.v. schmidtlerorum	Караджабей (Karacabey)	9.4 ± 2.9	28.5±12.4	4.2±2.7	0.52±0.11	0.56±0.09
11	L.v.schmidtlerorum?	Халкали (Halkali)	4.8±4.4	5.5±5.9	1.0±0.7	0.56±0.30	0.52±0.27
		Общее для вида (Total for the species)	6.8±4.9	11.0±11.0	1.7±1.7	0.47±0.22	0.51±0.21
12	L. lantzi	Дылым (Dylym)	3.0 ± 2.5	2.1±1.8	0.5±0.1	0.73±0.12	0.65±0.08
14	-//-	Горячий Ключ (Goryachiy Klyuch)	5.7±3.5	4.3±4.2	0.7±0.3	0.64±0.13	0.63±0.11
15	-//-	Камышанова поляна (Kamyshanova Polyana)	3.8±3.6	2.8±3.1	0.5±0.4	0.44±0.36	0.42±0.34
16	-//-	Сочи (Sochi)	5.7 ± 5.5	5.1 ± 6.2	$0.8 {\pm} 0.4$	$0.67{\pm}0.09$	$0.64 {\pm} 0.04$
17	-//-	Ачишхо (Achishkho)	7.9 ± 4.2	7.5 ± 3.8	1.2±0.4	0.65 ± 0.10	0.63 ± 0.07
18	-//-	Cyxyм (Sukhum)	3.0 ± 5.0	2.6 ± 5.7	0.4 ± 0.4	0.32 ± 0.31	0.36 ± 0.34
	-//-	Общее для вида (Total for the species)	5.7±4.5	5.0±4.7	0.8±0.5	0.59±0.22	0.57±0.20

редко встречаются пятна расположенные в ряд (7% - «d») и совсем не встречаются пятна, слившиеся в одну линию («s»).

Компонентный анализ показал, что половые и межпопуляционные различия сильно влияют на все признаки, кроме ØR. Достоверный вклад такого фактора, как различия между таксонами, был выявлен только по одному признаку — общая площадь тёмных пятен на брюхе (Табл. 7).

Дискриминантный анализ показал, что выборки *L. v. vulgaris* и *L. lantzi* имеют различное положение на канонических осях (Рис. 5). Популяции, относящиеся к *L. v. ampelensis* (включая *L. v. ampelensis*?) и *L. v. schmidtlerorum*, были более близки к *L. v. vulgaris*, чем к *L. lantzi*. Выборка с неясным таксономическим статусом из района Халкали в Стамбуле (*L. v. schmidtlerorum*?) наоборот была, как правило, близка к *L. lantzi*. Наиболее сильная дифференциация между *L. v. vulgaris* и *L. lantzi* была выявлена по признакам рисунка брюха у самок. Правильность определения по результатам дискриминантного анализа составила 92.4%. При включении в анализ других подвидов *L. vulgaris*

(за исключением выборки *L. v. schmidtlerorum*?) эффективность дискриминации также была высока (88.6%). Таким образом, рисунок на животе у самок, за редким исключением, позволяет различать *L. vulgaris* и *L. lantzi*. Как правило, у самок *L. lantzi* тёмные пятна более мелкие, яркие, с чётко очерченными границами. Кроме того, тёмные пятна, расположеные на границе вентральной и латеральной поверхностей, у *L. lantzi* обычно расположены беспорядочно, а у *L. vulgaris* они образуют ряд или сливаются в сплошную линию.

Кроме того, дискриминантный анализ по признакам рисунка брюха у самок показал, что выборки *L. v. vulgaris* из закарпатской части Украины заметно отличаются как от остальных выборок номинативного подвида (успех дискриминации 78.1%), так и от популяций живущего рядом *L. v. ampelensis* (89.7%). Принадлежность закарпатских популяций обыкновенного тритона к номинативному подвиду была ранее показана при изучении внешне-морфологических признаков и размера генома (Скоринов и др. 2007). Тем не менее по некоторым признакам окраски вентральной поверх-

Таблица 5. Встречаемость (в процентах) различных типов пятен по границе вентральной и латеральной поверхностей у *Lissotriton vulgaris* и *L. lantzi.*

Table 5. Percentage of different types of arrangement of spots on the border of ventral and lateral surfaces in *Lissotriton vulgaris* and *L. lantzi*

№	Таксон (Тахоп)	Локалитет (Locality)		Сам	цы (М	ales)			Самки (Females)				
JN⊡	Takcon (Taxon)	локалитет (Locanty)	r	1	d	S	0	r	1	d	S	0	
1	L. v. vulgaris	Чур (Chur)	46	52	3	0	0	19	8	72	1	0	
2	-//-	Capaнск (Saransk)	69	29	2	0	0	20	13	60	7	0	
3	-//-	Гатчина (Gatchina)	16	77	7	0	0	7	7	33	50	2	
4	-//-	Минай (Minai)	39	54	7	0	0	0	8	4	88	0	
5	-//-	Батево (Batevo)	10	87	4	0	0	0	3	37	59	1	
6	-//-	Солотвина (Solotvina)	37	55	9	0	0	0	6	63	31	0	
	-//-	Общее для подвида (Total for the subspecies)	39	56	5	0	0	8	7	49	35	1	
7	L. v. ampelensis?	Кимпени (Cimpeni)	53	43	5	0	0	3	17	67	13	0	
8	L. v. ampelensis	Дэж (Dej)	13	88	0	0	0	0	0	50	0	50	
9	-//-	Регин (Reghin)	39	58	3	0	0	17	17	54	0	13	
	-//-	Общее для подвида (Total for the subspecies)	36	61	3	0	0	13	13	53	0	22	
10	$L.\ v.\ schmidtlerorum$	Караджабей (Karacabey)	33	0	67	0	0	35	12	53	0	0	
11	$L.\ v.\ schmidtlerorum?$	Халкали (Halkali)	59	41	0	0	0	30	59	11	0	0	
		Общее для вида (Total for the species)	41	54	5	0	0	14	17	44	23	2	
12	L. lantzi	Дылым (Dylym)	50	25	0	0	25	70	10	0	0	20	
13	-//-	Краснодар (Krasnodar)	50	50	0	0	0	_	_	_	_	_	
14	-//-	Горячий Ключ (Goryachiy Klyuch)	33	67	0	0	0	21	50	29	0	0	
15	-//-	Камышанова поляна (Kamyshanova Polyana)	50	50	0	0	0	33	58	8	0	0	
16	-//-	Сочи (Sochi)	67	33	0	0	0	64	21	14	0	0	
17	-//-	Ачишхо (Achishkho)	70	30	0	0	0	89	11	0	0	0	
18	-//-	Сухум (Sukhum)	75	25	0	0	0	79	7	0	0	14	
	-//-	Общее для вида (Total for the species)		41	0	0	2	67	23	7	0	4	

ности тела закарпатские популяции отличаются от остальных выборок номинативного подвида (Табл. 3 и 4). Среди закарпатских популяций наиболее сильно выделялась выборка из Солотвина, в которой самки имели на брюхе редкие и мелкие тёмные пятна. Выборка из Кимпени (Румыния), генетически промежуточная между *L. v. ampelensis*

и *L. v. vulgaris* (Litvinchuk et al. 2005; Скоринов и др. 2008), по этим признакам сильно отличалась и от *L. v. vulgaris* (успех дискриминации 91.8%), и от *L. v. ampelensis* (82.1%).

У *L. vulgaris* наиболее сильно отличалась от остальных популяция из Халкали (Стамбул, Турция). Успех дискриминации её от остальных

Таблица 6. Достоверность* различий (критерий Колмогорова—Смирнова) по признакам рисунка брюшной и горловой поверхности между подвидами Lissotriton vulgaris и L. lantzi, где v-L.v.vulgaris, a-L.v.ampelensis, $a^2-L.v.ampelensis$, s-L.v.ampelensis, s-L.v.am

Table 6. Significance* of differences (Kolmogorov–Smirnov test) in parameters of belly's and throat patterns between subspecies of Lissotriton vulgaris and L. lantzi, where v is L. v. vulgaris, a is L. v. ampelensis, a? is L. v. ampelensis?, s is L. v. schmidtlerorum, s? is L. v. schmidtlerorum?, l is L. lantzi. *Difference are significant if: p < 0.001 (+++), p < 0.01 (+++), p < 0.05 (++); are not significant (-).

Пара таксонов		Б	рюхо (Bell	y)		Горло (Throat)					
(The pair of taxa)	N	AS	S/L ²	ØС	ØR	N	AS	S/L ²	ØС	ØR	
					Самцы	(Males)					
v/a	_	+++	+++	_	_	_	_	_	++	_	
v/a?	+	+++	+++	_	_	_	_	_	+++	_	
v/s	-	_	_	_	_	_	_	_	_	_	
v/s?	-	+++	+++	_	-	_	+++	+++	++	+++	
v/l	_	+++	+++	_	_	_	+++	+++	_	++	
a/a?	-		_	_	-	_	_	_	+	-	
a/s	-		_	_	-	_	_	_	_	-	
a/s?	_	_	++	_	++	_	+++	+++	+++	++-	
a/l	-		_	_	-	_	+++	+++	_	++	
a?/s	_	_	_	_	_	_	_	_	_	-	
a?/s?	_	_	+++	_	++	_	+++	+++	+++	++-	
a?/l	++	_	_	_	_	_	+++	+++	+++	++	
s/s?	_	_	_	_	_	_	+	_	_	+	
s/l	_	-	_	-	_	_	_	_	-	-	
s?/l	-		++	_	++	_	++	_	++	_	
					Самки	(Females)					
v/a	_	+++	+++	_	_	++	+	++	_	_	
v/a?	_	+	+++	_	++	_	_	_	_	-	
v/s	_	++	++	_	_	+	+++	+++	_	-	
v/s?	_	+++	+++	+++	_	++	++	++	+++	++-	
v/1	_	+++	+++	+++	+++	_	+++	+++	+++	++-	
a/a?	_	+	_	_	_	+++	_	_	_	_	
a/s	-	+++	+++	_	_	_	+++	+++	_	_	
a/s?	_	++	_	+++	++	_	_	_	++	_	
a/l	_	_	_	_	_	_	_	_	++	_	
a?/s	-	+++	+++	_	_	+	+++	+++	+	_	
a?/s?	_	_	_	+++	_	_	_	_	++	++	
a?/l	_	+	+	+	_	_	_	_	+++	++	
s/s?	_	+++	+++	+++	_	+++	+++	+++	+++	_	
s/1	_	+++	+++	_	++	++	+++	+++	++	+	
s?/l	_	_	_	+++	+	_	_	+	_	_	

Фактор		Б	юхо (Bel	ly)		Горло (Throat)					
(Factor)	N	AS	S/L ²	ØC	ØR	N	AS	S/L ²	ØC	ØR	
Пол (Sex)	42.1	<u>42.4</u>	<u>42.8</u>	21.2	9.7	0	<u>58.0</u>	<u>48.0</u>	2.3	5.4	
Таксон (Taxon)	0	<u>19.7</u>	9.7	5.4	4.5	0	8.1	2.8	10.9	2.8	
Популяция (Population)	4.0	<u>8.8</u>	<u>10.6</u>	0	5.9	0	2.4	0.9	0	0	
Пол+Таксон (Sex+Taxon)	0	0	<u>6.8</u>	<u>17.1</u>	2.7	7.9	9.7	<u>9.5</u>	0	0	
Пол+Популяция (Sex+ Population)	<u>16.5</u>	<u>7.7</u>	<u>2.6</u>	<u>4.9</u>	3.7	<u>12.4</u>	<u>1.7</u>	1.6	<u>25.2</u>	<u>20.7</u>	
Ошибка (Error)	37.3	21.4	27.5	48.3	73.6	79.7	20.2	37.2	61.6	71.1	

Таблица 7. Результаты компонентного анализа (относительные компоненты в %). Достоверные значения подчёркнуты. **Table 7.** Results of the Variance component analysis (comparative components in %). Significant values are underlined.

выборок L. vulgaris (включая L. v. schmidtlerorum) составлял 91.2%. Наиболее резкие отличия были выявлены по встречаемости типов расположения тёмных пятен на границе вентральной и латеральной поверхностей у самок (Табл. 5). По этому признаку они были наиболее близки к L. lantzi, от которого они достоверно отличалась по форме пятен (ØC и ØR) на брюхе и площади пятен (S/L^2) на горле (Табл. 6). Самцы из Халкали тоже отличались от L. lantzi сразу по нескольким признакам (S/L^2 и QR на брюхе, AS и QC на горле). Ранее проведённый нами анализ внешне-морфологических признаков и изучение размера генома (Litvinchuk et al. 2005; Скоринов и др. 2008, 2011) показали, что выборка из Халкали не может быть достоверно отнесена ни к одному из подвидов обыкновенного тритона, хотя несёт ряд черт, промежуточных между номинативным и турецкими подвидами.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы искренне признательны А.Г. Борисовскому, Л.Ф. Мазанаевой и А.Б. Ручину за предоставление выборок *L. vulgaris* для данного исследования и К.Д. Мильто за помощь в обработке материала. Наша работа была частично поддержана грантом РФФИ № 12-04-01277 и грантом президента РФ для поддержки ведущих научных школ (НШ 6560.2012.4).

ЛИТЕРАТУРА

Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М. и Скоринов Д.В. 2004. О криптических видах (на примере амфибий). *Зоологический журнал*, **83**(8): 936–960.

[Перевод на английский в *Entomological Review*, **84**(Suppl. 1): 75–98.]

Воронов Л.Н., Владимирова Е.В. и Владимирова Т.Г. 2006. Особенности морфометрии и фенетики обыкновенного и гребенчатого тритонов в Чувашской Республике. В кн.: Л.Н. Воронов, Н.В. Хураськина и А.А. Шуканов (Ред.). Актуальные проблемы естествознания. Материалы Всероссийской научнопрактической конференции. Чебоксары: 79–81.

Скоринов Д.В. 2009. Систематика и распространение тритонов видовой группы *Lissotriton vulgaris* (Salamandridae). Автореферат диссертации кандидата биологических наук. Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, 24 с.

Скоринов Д.В. и Литвинчук С.Н. 2012. Изменчивость строения осевого скелета у тритонов рода *Lissotriton*: сравнительно-эволюционные аспекты. В кн.: Р.В. Новицкий (Ред.). Вопросы герпетологии. Материалы V съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского. Право и экономика, Минск: 285–288.

Скоринов Д.В., Литвинчук С.Н., Боркин Л.Я. и Розанов Ю.М. 2008. Генетическая дифференциация, размер генома и морфологическая изменчивость у тритонов группы Lissotriton vulgaris. В кн.: Н.Б. Ананьева и др. (Ред.). Вопросы герпетологии. Материалы III съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского. Санкт-Петербург: 375–383.

Скоринов Д.В., Литвинчук С.Н., Боркин Л.Я. и Розанов Ю.М. 2011. Систематика тритонов комплекса Lissotriton vulgaris (Salamandridae). В кн.: Н.Б. Ананьева (Ред.). Вопросы герпетологии. Материалы IV съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского. Санкт-Петербург: 235—240.

Скоринов Д.В., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М. и Боркин Л.Я. 2007. Таксономический статус обыкновенного тритона, Lissotriton vulgaris (Salamandridae, Amphibia), из Закарпатской и Одесской

- областей Украины. *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*, **21**: 128–135.
- **Dubois A. and Raffaëlli J. 2009.** A new ergotaxonomy of the family Salamandridae Goldfuss, 1820 (Amphibia, Urodela). *Alutes*, **26**: 1–85.
- Hangström T. 1973 (1972). Identification of newt specimens (Urodela, *Triturus*) by recording the belly pattern and a description of photographic equipment for such registrations. *British Journal of Herpetology*, 4(12): 321–326.
- Ivanović A., Sotiropoulos K., Üzüm N., Džukić G., Olgun K., Cogălniceanu D., and Kalezić M.L. 2012. A phylogenetic view on skull size and shape variation in the smooth newt Lissotriton vulgaris, Caudata, Salamandridae). Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research, 50(2): 116–124.
- Litvinchuk S.N., Borkin L.J., Rosanov J.M., Skorinov D.V., Khalturin M.D., Džukić G., Kalezić M.L. and Mazanaeva L.F. 2005. Geographic differentiation in newts (*Triturus*) of eastern Europe: genome size, allozymes, and morphology. In: N. Ananjeva and O. Tsinenko (Eds.). Herpetologia Petropolitana. St. Petersburg: 57–60.
- **Ravela S. and Gamble L. 2004.** On recognizing individual salamanders. In: K.-S. Hong and Z. Zhang (Eds.). Proceedings of Asian Conference on Computer Vision, Vol. 2. Jeju, Korea: 741–747.
- Raxworthy C.J. 1990. A review of the smooth newt (*Triturus vulgaris*) subspecies, including an identification key. *Herpetological Journal*, 1: 481–492.

Представлена 10 ноября 2013; принята 10 декабря 2013.